不同寄主来源的根虫瘟霉菌株对小菜蛾幼虫的毒力比较

刘青娥，徐均焕，冯明光*
（浙江大学生命科学学院微生物研究所，杭州 310029）

摘要：在不同寄主来源的 4 株根虫瘟霉 *Zoophthora radicans* 对小菜蛾 *Plutella xylostella* 2 龄幼虫的生物测定中，发现源于小菜蛾的菌株 ARSEF1100 毒力最强，在 0.53 ~ 319.32/mm^2 的孢子剂量下，接种后第 8 天累计死亡率为 2.38% ~ 97.44%，虫尸全部表现典型的虫瘟霉症状；源于叶蝉的 ARSEF2699 和 F99101 菌株的同日累计死亡率分别为 2.38% ~ 50.00%（剂量为 1.56 ~ 314.84/mm^2 孢子）和 2.38% ~ 57.89%（剂量为 1.84 ~ 484.08/mm^2 的孢子）；而源于菜粉蝶的 ARSEF1342 菌株在 3.54 ~ 633.40/mm^2 的孢子剂量下只引发 6.52% ~ 13.63% 的累计死亡率，后 3 个菌株致死的小菜蛾幼虫仅部分表现典型症状。所获数据经时间-剂量-死亡率模型模拟分析，剂量效应参数依次为 ARSEF1100（1.89）> F99101（1.48）> ARSEF2699（1.23）> ARSEF1342（0.37），相互间差异均达极显著水平。接种后 4 ~ 8 天内，ARSEF1100 的 LD_{50} 值分别为 231.68、113.08、71.41、40.87 和 35.30/mm^2 的孢子，其毒力远高于其余 3 个菌株；ARSEF2699 的相应 LD_{50} 值为 1 344.43、922.39、555.58、410.06 和 397.07/mm^2 的孢子；F99101 的 LD_{50} 值为 666.86、451.64、413.82、350.65 和 332.57/mm^2 的孢子，而 ARSEF1342 的毒力太弱难以估计。这些结果表明，ARSEF1100 菌株最有希望用于小菜蛾的微生物防治。

关键词：根虫瘟霉；小菜蛾；时间-剂量-死亡率模拟；毒力；虫瘟霉症

中图分类号：Q965.9 **文献标识码**：A **文章编号**：0454-6296（2003）04-0447-07

Comparative virulence of *Zoophthora radicans* isolates from different hosts against *Plutella xylostella* larvae

LIU Qing-E，XU Jun-Huan，FENG Ming-Guang*（Institute of Microbiology，College of Life Sciences，Zhejiang University，Hangzhou 310029，China）

Abstract：Four *Zoophthora radicans*（Entomophthorales）isolates from different hosts were bioassayed against the second instar larvae of the diamondback moth，*Plutella xylostella* in the laboratory. Each isolate included eight dosages resulting from spore showers at different times. On day 8 after exposure to a spore shower for inoculation，a *P. xylostella*-derived isolate，ARSEF1100，caused a cumulative mortality of 2.38% - 97.44% at 0.53 - 319.32 conidia/mm^2 with all cadavers exhibiting typical *Zoophthora* syndrome. Two isolates derived from *Empoasca*，ARSEF2699 and F99101，killed 2.38% - 50.00% and 2.38% - 57.89% at 1.56 - 314.84 and 1.84 - 484.08 conidia/mm^2，respectively，whereas the isolate ARSEF1342 from *Pieris brassicae*，killed only 6.52% - 13.63% at 3.54 - 633.40 conidia/mm^2. Typical *Zoophthora* syndrome was observed only in approximately one third of cadavers killed by the latter three isolates. Fitting the data to a time-dose-mortality model generated the estimates of parameters for time and dose effects of each isolate. The parameter estimates for dose effect（β）was 1.89 for ARSEF1100，1.48 for F99101，1.23 for ARSEF2699，and 0.37 for ARSEF1342，which are significantly different. The LD_{50} values estimated for ARSEF1100 were 231.68，113.08，71.41，40.87 and 35.30 conidia/mm^2 on days 4 - 8 after exposure，respectively. The corresponding estimates were 1 344.43，922.39，555.58，410.06 and 397.07 conidia/mm^2 for ARSEF2699，and 666.86，451.64，413.82，350.65 and 332.57 conidia/mm^2 for F99101. The virulence for ARSEF1342 was too weak for its LD_{50} to be estimated. The isolate ARSEF1100 was the most virulent to *P. xylostella*，and can be considered as a microbial agent for control of

---

基金项目：国家自然科学基金项目（30070025）；教育部“长江学者奖励计划”；浙江省自然科学基金项目（302016）

作者简介：刘青娥，女，1976 年生，浙江龙泉人，硕士研究生，从事杀虫微生物研究

* 通讯联系人 Author for correspondence，E-mail：xujh@zju.edu.cn；mgfeng@zju.edu.cn

收稿日期 Received：2002-10-08；接受日期 Accepted：2003-05-06

the pest.

Key words: *Zoophthora radicans*; *Plutella xylostella*; time-dose-mortality modeling; virulence; typical *Zoophthora* syndrome

小菜蛾 *Plutella xylostella* 是严重危害十字花科蔬菜的鳞翅目害虫（Charleston and Kfir，2000）。由于年发生代数多、繁殖系数高及世代重叠等特点，小菜蛾已成为蔬菜害虫综合治理的难点，尤以南方各省区最为突出。小菜蛾种群不仅对化学农药产生抗药性，甚至对苏云金杆菌 *Bacillus thuringiensis* 毒蛋白制剂也会产生不同程度的抗性（Brousseau *et al*.，1999）。在探索小菜蛾可持续控制的微生物防治途径中，昆虫病原真菌的独特作用日益受到关注（Furlong *et al*.，1995）。

根虫瘟霉 *Zoophthora radicans* 是一种能在自然条件下感染小菜蛾的昆虫病原真菌（虫霉目：虫霉科），在适宜的环境条件下能引起小菜蛾的流行病（Furlong and Pell，2000），在小菜蛾的自然控制中发挥着重要作用。由于该菌寄主范围广，自然条件下能侵染同翅目、鳞翅目、双翅目、鞘翅目和膜翅目等多个类群的昆虫，因此不同寄主来源的菌株对同一寄主的毒力差异较大（冯明光，1997）。有研究表明，根虫瘟霉寄主来源相近的菌株对寄主昆虫的感染率较高，而寄主亲缘关系较远的菌株感染率较低（Glare and Milner，1991）。这种现象有可能与寄主对不同菌株的免疫识别有关，但目前对此机理还缺乏足够的认识。我们首次报道几个不同寄主来源的根虫瘟霉菌株对小菜蛾的毒力，为进一步研究揭示其免疫互作机理提供重要依据。

1 材料和方法

1.1 菌种及来源

根虫瘟霉菌株 F99101 采自于国内。菌株 ARSEF1100、ARSEF2699 和 ARSEF1342 由美国农业部昆虫病原真菌收藏中心（Collection of Entomopathogenic Fungal Cultures，USDA-ARS Plant Protection Research Unit，U. S. Plant，Soil & Nutrition Laboratory，Ithaca，New York）提供，其原始寄主及产地见表 1。

上述菌株接种于牛奶蛋黄培养基（SEMA：12%蛋黄、8%牛奶、0.8%蛋白胨、0.8%酵母粉、3.2%葡糖糖和 1.5%琼脂）中，在 21℃和 L12:D12 的培养箱中每隔 15 天转接一次继代培养保存。

表 1 4 株根虫瘟霉的来源及产地

Table 1 The sources of the four *Zoophthora radicans* isolates used in the study

菌株 Isolate	原始寄主 Original host	采集地点 Location	采集日期(年/月)Collection date (year/month)
F99101	茶小绿叶蝉 *Empoasca formosana*（同翅目：叶蝉科）	中国云南 Yunnan, China	1999/10
ARSEF1100	小菜蛾 *Plutella xylostella*（鳞翅目：巢蛾科）	马来西亚 Malaysia	1981/04
ARSEF2699	假眼小绿叶蝉 *Empoasca flavescens*（同翅目：叶蝉科）	南斯拉夫 Yugoslavia	1989/04
ARSEF1342	大菜粉蝶 *Pieris brassicae*（鳞翅目：粉蝶科）	波兰 Poland	1983/10

1.2 接种体制备

将在 SEMA 平板上培养 10 天的新鲜菌挑碎后移入内含 20 mL 萨氏培养液（SDY：1%蛋白胨、1%酵母粉，4%葡萄糖和 0.5%芝麻油）的 50 mL 锥形瓶中，21℃下振荡（120 r/min）培养 1～4 天，转入 40 mL 的培养液中再振荡培养 4～5 天。所获培养菌液均匀涂布于 2%水琼脂平板（直径 45 mm）上，用无菌滤纸吸去多余水份，倒置培养于 21℃和 L12:D12 的培养箱中，至 24 h 产孢高峰时作为接种体备用。各菌株接种体制备方法相似，只是各阶段培养时间有所不同：20 mL 培养液中 F99101 和 ARSEF1342 振荡培养 1 天，ARSEF1100 和 ARSEF2699 振荡培养 4 天；40 mL 培养液中 F99101 和 ARSEF1342 振荡培养 5 天，ARSEF1100 和 ARSEF2699 为 4 天。

1.3 小菜蛾饲养

供试小菜蛾幼虫饲养于人工气候室（23～25℃，L12:D12）的盆栽卷心甘蓝植株上。具体方法如下，将蛹置于 30 cm × 30 cm × 50 cm 的养虫笼内，羽化后让其产卵于戳有小孔、内置新鲜菜叶的

保鲜袋上，每天取出收集小菜蛾卵。为维持小菜蛾产卵，供 10%蜂蜜液作为成虫饵料。卵袋收集后置于卷心菜植株上，孵化后的幼虫任其在叶片上取食，6～7 天后挑取 2～3 龄幼虫，置于培养皿（直径 45 mm）内平铺的菜叶上接种。

1.4 生物测定

采用“孢子浴（spore shower）”方法（Feng and Johnson，1991；Feng *et al*.，1998）对上述小菜蛾幼虫进行接种。将产孢盛期的菌丝——琼脂平板倒置于载有小菜蛾幼虫的叶片上，使分生孢子主动弹射至幼虫体表，通过控制接种时间而获得不同孢子接种剂量。因各菌株产孢能力不同，接种时间的控制也不同：ARSEF1100 的孢子浴为 1～90 min，ARSEF2699 为 1～150 min，F99101 为 1～180 min，ARSEF1342 为 1～120 min。为尽可能接种均匀，每处理 1/4 间隔时间将平板旋转 90°。孢子浴期间，在培养皿中央平置一盖玻片（15 mm×15 mm）收集孢子，在显微镜下通过 9 点取样观察确定实际接种剂量（孢子数/平方毫米）。接种后，将载有小菜蛾幼虫的叶片置于另一平辅有菜叶的培养皿（直径 150 mm）中，在 21℃和 L12∶D12 的培养箱中饲养，每隔 24 h 观察，发现虫尸即时取出，保湿培养过夜并镜检确诊死因，共观察 8 天。

1.5 数据处理

所获观察数据用对照进行校正后，分别用时间-剂量-死亡率模型进行分析。有关该模型的生物学基础、建模步骤、参数拟合和检验、时间与剂量效应估计等模拟及运算原理，参见 Feng 等（1998）、Feng 和 Poprawski（1999）及 Nowierski 等（1996），模型拟合及运算过程采用 DPS 数据处理系统软件（唐启义和冯明光，1997）在计算机上完成。校正死亡率（%）=［（试验组死亡率－对照组死亡率）/（1－对照组死亡率）］×100。

2 结果与分析

2.1 致病死亡与症状

接种后不同剂量处理的小菜蛾幼虫感病而死的虫尸数列于表 2。每个菌株均设 8 个剂量，其中菌株 ARSEF1100 的接种剂量为 0.53～319.32/mm² 孢子，引起 2.38%～97.44%的累计死亡率；菌株 ARSEF2699 的接种剂量为 1.56～314.84/mm² 孢子，引起 2.38%～50.00%的累计死亡率；菌株 F99101 接种剂量为 1.84～484.08/mm² 孢子，引起 2.38%～57.89%的累计死亡率；菌株 ARSEF1342 接种剂量为 3.54～633.40/mm² 孢子，引起 6.52%～13.63%的累计死亡率。死亡一般始发于接种后第 2 天，第 3～5 天病死幼虫较常见，但高剂量下第 1 天也偶见个别死亡。各菌株生测中对照处理的小菜蛾幼虫累计死亡率分别为 0、0、6%和 2.3%。显然，除 ARSEF1342 外的其余 3 个根虫瘟霉菌株均对小菜蛾 2 龄幼虫表现较强的感染力，而 ARSEF1100 的侵染致死效果明显优于其它供试菌株。

不同菌株感染致死的小菜蛾虫尸在症状上也有所不同。如表 2 所列，ARSEF1100 菌株致死的虫尸全部表现出典型的虫瘟霉症状，而其余 3 个菌株致死的虫尸表现典型症状的比例则变化较大。低剂量下接种 ARSEF2699，小菜蛾染病后不表现典型症状，只有在高剂量（≥79/mm² 孢子）下才部分表现典型症状（仅为死亡数的 15%～20%）。F99101 菌株致死的虫尸约有 1/3 表现典型症状。ARSEF1342 的侵染力最差，接种后至实验结束时仅部分虫尸表现典型病状。不接种的对照虽偶有死亡，但无一表现感染致死症状。此外，症状的直观差异在不同菌株间也比较大，ARSEF1100 和 ARSEF1342 菌株感染后，整个虫尸体表密布分生孢子梗，产生并向周围弹射大量的分生孢子，而菌株 ARSEF2699 和 F99101 致死的虫尸体表则是长出细长菌丝，分生孢子梗非常稀疏，很少产生和弹射分生孢子。

2.2 时间-剂量-死亡率模拟

用以对照（背景）死亡率校正的时间-剂量-死亡率数据进行模型拟合，获得各菌株的剂量效应参数（β）估计、条件死亡率的时间效应参数（γ_j）估计和累计死亡率的时间效应参数估计（τ_j）。各参数估计值的 t 测验均达到极显著水平（$P<0.01$），所建模型均通过 Hosmer-Lemeshow 异质性检验（唐启义和冯明光，1997）（ARSEF1100：$C=8.44$，$P=0.39$；ARSEF2699：$C=14.55$，$P=0.07$；F99101：$C=3.05$，$P=0.93$；ARSEF1342：$C=11.63$，$P=0.17$），表明 4 个菌株对小菜蛾的生测数据很好地拟合时间-剂量-死亡率模型。各菌株对小菜蛾的累计死亡率随孢子剂量和接种后天数的拟合效果如图 1 所示。

表2 菜蛾2龄幼虫接种不同来源根虫瘟霉菌株后的死亡率及典型症状比例

Table 2 Cumulative mortality of second instar *P*. *xylostella* larvae after exposure to spore showers of different source *Z*. *radicans* isolates and the ratio of cadavers with typical *Zoophthora* infection syndrome

接种剂量 Number of spores per mm^2	接种虫数 Number of larvae inoculated	死亡率 Mortality(%)	典型症状比例* % typical syndrome*	接种剂量 Number of spores per mm^2	接种虫数 Number of larvae inoculated	死亡率 Mortality(%)	典型症状比例* % typical syndrome*
ARSEF1100				F99101			
0.53	42	2.38	100	1.84	42	2.38	0
3.22	42	16.67	100	5.52	45	8.89	24.97
10.83	42	23.81	100	16.14	46	10.87	18.40
20.21	42	38.10	100	23.92	46	13.04	33.36
72.75	42	59.52	100	81.95	38	36.84	35.72
176.08	42	90.48	100	188.54	38	44.74	35.76
222.51	42	95.24	100	239.21	38	50.00	36.84
319.32	39	97.44	100	484.08	38	57.89	40.91
对照（CK）	42	0.00	0	对照（CK）	50	6.00	0
ARSEF2699				ARSEF1342			
1.56	42	2.38	0	3.54	46	6.52	0
3.11	54	7.41	0	19.39	47	8.51	25.03
9.86	40	10.00	0	82.24	46	8.70	0
32.7	40	17.50	0	140.84	42	11.90	20.00
79.17	40	15.00	16.67	214.04	44	11.36	19.98
127.48	40	35.00	14.29	228.66	46	19.57	0
248.97	40	40.00	18.75	372.33	45	11.11	39.96
314.84	40	50.00	20.00	633.40	42	13.63	0
对照（CK）	40	0	0	对照（CK）	44	2.27	0

* 虫尸体表呈典型的虫瘟霉致死症状（包括菌丝体、分生孢子梗及分生孢子等）
Cadavers with typical syndrome of *Zoophthora* infection including outgrowths of mycelia, conidiophores and conidia.

2.3 剂量与时间效应分析

菌株 ARSEF1100 的剂量效应参数 β 值高达 1.89，显著大于 F99101 的 1.48（t = 4.81，$P < 0.01$）、ARSEF2699 的 1.23（t = 7.92，$P < 0.01$）和 ARSEF1342 的 0.37（t = 15.40，$P < 0.01$）。菌株 F99101 的剂量效应参数显著大于 ARSEF2699（t = 2.83，$P < 0.01$）和 ARSEF1342（t = 10.66，$P < 0.01$），而 ARSEF2699 的 β 值又显著大于 ARSEF1342（t = 8.26，$P < 0.01$）。根据条件死亡率模型的时间效应参数 γ_j 的估计值，菌株 ARSEF1100 感染引起的死亡在接种后第 7 天最多，ARSEF2699 和 F99101 引起的死亡在第 4 天最多，ARSEF1342 在第 5 天引起死亡最多。

用剂量与时间效应参数值估计出各菌株对小菜蛾毒力指标的半致死剂量（LD_{50}）。菌株 ARSEF1100 的 LD_{50} 为最小，接种 4 ~ 8 天内的 LD_{50} 分别为 231.68，113.08，71.41，40.87 和 35.30/mm^2 孢子；ARSEF2699 接种后 4 ~ 8 天内的 LD_{50} 分别为 1 344.43，922.39，555.58，410.06 和 397.07/mm^2 孢子；F99101 接种后 4 ~ 8 天内的 LD_{50} 分别为 665.86，451.64，413.82，350.65 和 332.57/mm^2 孢子。而 ARSEF1342 的半致死剂量极大，即使在第 8 天时也大大超过 10^6/mm^2 孢子。各菌株的 LD_{50} 值随接种后时间变化的关系如图 2 所示。

图1　时间-剂量-死亡率模型模拟的4株根虫瘟霉对小菜蛾2龄幼虫的累计死亡概率

Fig. 1　The cumulative mortality probability (CMP) of four *Z. radicans* isolates against the second instar larvae of *P. xylostella*, based on the time-dose-mortality modeling

A: ARSEF1100; B: F99101; C: ARSEF2699; D: ARSEF1342.

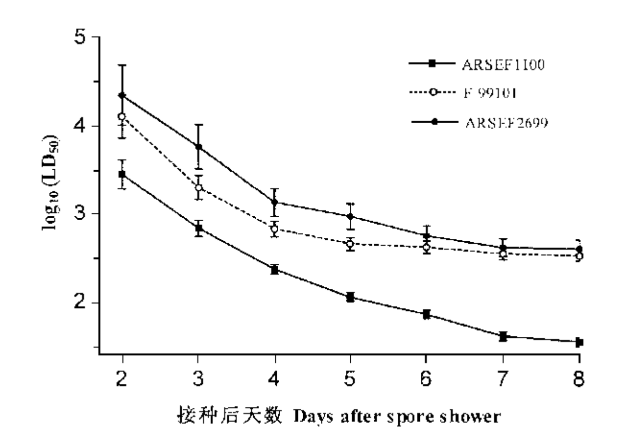


图2　根虫瘟霉不同菌株对小菜蛾2龄幼虫的 LD_{50} 值及其标准误差

Fig. 2　The estimates of LD_{50} and associated standard errors of different *Z. radicans* isolates against the second instar larvae of *P. xylostella*

3　讨论

不论从直观的累计死亡率还是根据模型拟合的剂量与时间效应参数及半致死剂量的估计，本研究测试的4个根虫瘟霉菌株以源于小菜蛾的ARSEF1100对小菜蛾幼虫的毒力最强，源于叶蝉的ARSEF2699和F99101的毒力居中，而源于菜粉蝶的ARSEF1342对小菜蛾的毒力最差（图1，2）。这在一定程度上印证了根虫瘟霉菌株易侵染其原始寄主的研究结果（Glare and Milner，1991）。但是，供试菌株的毒力高低并不完全与寄主亲缘关系的亲疏相关，如源于鳞翅目寄主的2个菌株，一个毒力最强，另一个毒力最弱，而源于同翅目寄主的两个菌株却表现较强的毒力。这是根虫瘟霉在生物学上多样性和复杂性的表现。

值得一提的是，毒力不同的根虫瘟霉菌株使小

菜蛾感染死亡后症状表现出显著差异，而这种差异又与病害的传播流行有关。如源于鳞翅目的两个菌株虽在毒力和表型典型症状的比例上差异大（图1，表2），但表现典型症状的虫尸体表均能大量产生分生孢子梗并向周围弹射分生孢子，成为感染周围健康寄主的病原体来源。而源于叶蝉的两个菌株虽然对小菜蛾具有较强的毒力（图1），但表现症状的虫尸体表较少形成分生孢子梗和产生分生孢子。此外，除源于小菜蛾的菌株外，其它3个菌株致死的虫尸多数均表现非典型症状。这些症状上的差异，可能与根虫瘟霉侵入寄主体内后的生化互作有关。一是根虫瘟霉进入寄主血腔后，可能伴随菌体增殖而分泌类似毒素的次生代谢物质，使寄主死亡较早（Glare and Milner，1991）。二是根虫瘟霉的感染明显限制了小菜蛾幼虫的食量，使菌体难以在寄主血腔内增殖而使寄主较早死亡（Tyrrell，1990；Furlong *et al*.，1997）。由于这些可能的原因，虫尸缺乏典型的虫瘟霉症状。在时间-剂量-死亡率模拟分析中，时间效应参数揭示的死亡高峰出现的时间，对此是一很好的说明。如死亡高峰发生最早的两个叶蝉菌株，在小菜蛾虫尸体表形成孢子梗和产生分生孢子最少，而综合毒力最强、死亡高峰发生较迟的ARSEF1100菌株使所有小菜蛾虫尸均表现典型症状并大量产孢。这可能与该菌株源自小菜蛾本身、与寄主在长期互作过程中形成的适应性进化关系有关。我们在飞虱虫疠霉 *Pandora delphacis*（原始寄主为飞虱）和新蚜虫疠霉 *P*. *neoaphidis*（原始寄主为蚜虫）对桃蚜的研究中也发现类似现象，前者杀蚜潜伏期为3天，后者则需4～5天（Xu and Feng，2000）。

虫霉在入侵寄主过程中通常会遭遇寄主体壁和血腔内的免疫防御反应，只有克服体壁的屏障并能逃避寄主的免疫识别，虫霉才能在寄主体内快速繁殖而致死寄主（Fehlbarm *et al*.，1995；Hung and Boucias，1996；Ma and Kanost，2000）。本研究中不同寄主来源的根虫瘟霉菌株对小菜蛾的毒力差异在某种程度上也反映了它们逃避寄主免疫识别能力的强弱。曾有报道源自不同寄主的根虫瘟霉菌株在蚜虫体内可形成数量不等的休眠孢子，且休眠孢子壁的厚度各异（Glare and Milner，1991）。休眠孢子的数量及壁的厚度是否体现了它们的免疫特性差异，目前仍不清楚。然而，我们对所有小菜蛾虫尸进行了镜检，均未发现任何休眠孢子。

参 考 文 献（References）

Brousseau R，Masson L，Hegedus D，1999. Insecticidal transgenic plants: are they irresistible? *AgBiotechNet*，1: 1－10.

Charleston D S，Kfir R. 2000. The possibility of using Indian mustard *Brassica juncea*，as a trap crop for the diamondback moth，*Plutella xylostella*，in South Africa. *Crop Prot*.，19: 455－460.

Fehlbarm P，Bulet P，Michaut L，Lagueux M，Broekaert W F，Hetru C，Hoffmann J A，1995. Insect immunity: septic injury to *Drosophila* induces the synthesis of a potent antifungal peptide with sequence homology to plant antifungal peptides. *J*. *Biol*. *Chem*.，269: 33 163－33 259.

Feng M G，1997. Entomophthorales-caused epizootics: Importance for natural control of insect pests and utilization. In: Fan M Z ed. Study and Application of Entomogenous Fungi in China，vol. 4. Beijing: China Agricultural Scient. Tech. Press. 6－17.［冯明光，1997. 虫霉流行病及其对害虫种群的自然控制与利用. 见：樊美珍主编. 中国虫生真菌研究与应用. 第4卷. 北京：中国农业科技出版社. 6－17］

Feng M G，Johnson J B，1991. Bioassay of four entomophthoralean fungi (Entomophthorales) against *Diuraphis noxia* and *Metopolophium dirhodum* (Homoptera: Aphididae). *Environ*. *Entomol*.，20: 338－345.

Feng M G，Liu C L，Xu J H，Xu Q，1998. Modeling and biological implication of the time-dose-mortality data for the entomophthoralean fungus，*Zoophthora anhuiensis* on the green peach aphid，*Myzus percisae*. *J*. *Invertebr*. *Pathol*.，72: 246－251.

Feng M G，Poprawski T J，1999. Robustness for the processing of bioassay data of microbial control agents based on time-dose-mortality model. *Subtropical Plant Science*，51: 36－38.

Furlong M J，Pell J K，2000. Conflicts between a fungal entomopathogen，*Zoophthora radicans* and two larval parasitoids of the diamondback moth. *J*. *Invertebr*. *Pathol*.，76: 85－94.

Furlong M J，Pell J K，Choo O P，Rahman S A，1995. Field and laboratory evaluation of a sex pheromone trap for the autodissemination of the fungal entomopathogen *Zoophthora radicans* (Entomophthorales) by the diamondback moth，*Plutella xylostella* (Lepidoptera: Yponomeutidae). *Bull*. *Entomol*. *Res*.，85: 331－337.

Furlong M J，Pell J K，Reddy G V P，1997. Premortality effects of *Zoophthora radicans* infection in *Plutella xylostella*. *J*. *Invertebr*. *Pathol*.，70: 214－220.

Glare T R，Milner R J，1991. Ecology of entomopathogenic fungi. In: Arora D K，Ajello L，Mukerji K G eds. Handbook of Applied Mycology. Vol. 2: Humans，Animals，and Insects. New York: Marcel Dekker. 547－612.

Hung S Y，Boucias D G，1996. Phenoloxidase activity in hemolymph of naive and *Beauveria bassiana*-infected *Spodoptera exigua* larvae. *J*. *Invertebr*. *Pathol*.，67: 35－40.

Ma C C，Kanost M R，2000. A β-1,3-glucan recognition protein from an insect，*Manduca sexta* agglutinates microorganisms and activates the phenoloxidase cascade. *J*. *Biol*. *Chem*.，275: 7 505－7 514.

Nowierski R M，Zeng Z，Jaronski S，Delgado F，Swearingen W，1996. Analysis and modeling of time-dose-mortality of *Melanoplus sanguinipes*，

Locusta migratoria migratorioides, and *Schistocerca gregaria* (Orthoptera: Acrididae) from *Beauveria*, *Metarhizium*, and *Paecilomyces* isolates from Madagascar. *J. Invertebr. Pathol.*, 67: 236 – 252.

Tang Q Y, Feng M G, 1997. Practical Statistics and Computer Data-Processing Platform. Beijing: China Agricultural Press. 1 – 407. [唐启义，冯明光，1997. 实用统计分析及其计算机处理平台. 北京：中国农业出版社. 1 – 407]

Tyrrell D, 1990. Pathogenesis of *Entomophaga aulicae*. Ⅰ. Disease symptoms and effect of infection on weight gain of infected *Choristoneura fumiferana* and *Malacosoma disstria* larvae. *J. Invertebr. Pathol.*, 56: 150 – 156.

Xu J H, Feng M G, 2000. The time-dose mortality modeling and virulence indices for two entomophthoralean species, *Pandora delphacis* and *P. neoaphidis*, against the green peach aphid, *Myzus persicae*. *Biol. Control*, 17: 29 – 34.